Acta Arachnologica, 63(1): 41–53, August 31, 2014

【総説】

クモヒメバチ属群（*Polysphincta* group of genera）の自然史

松　本　吏樹郎

〒546–0034 大阪市東住吉区長居公園 1–23
大阪市立自然史博物館　昆虫研究室
E-mail: rikio@mus-nh.city.osaka.jp

は じ め に

自然界において生物は多かれ少なかれ他の生物と関係を持って暮らしている．そこに見られる生物の種間相互作用は生物学における最も大きな興味の対象の一つといえる．中でもクモヒメバチ属群の示す捕食寄生者–寄主関係には，寄主の行動操作，多様な寄主利用とその進化といった，非常に興味深いテーマが含まれている．これらを背景としてこの 10 年ほどの間に，クモヒメバチ属群を対象とした研究が増え，その種多様性，寄生習性，寄主クモとの相互関係に関する知見も急激に蓄積されるようになった．本稿ではクモヒメバチ属群について，分類，寄生習性，利用する寄主など基本的な知見を整理，概観し，また特に興味深い寄主操作についてこれまでの研究を紹介する．さらに分子情報の利用も含めて，クモヒメバチ研究の今後の展望について述べる．

クモヒメバチ属群の概要

クモヒメバチ属群（*Polysphincta* group of genera）は，日本産既知種のみでも 1400 種に達する巨大な分類群であるヒメバチ科に含まれる一群である．本群の含まれるヒラタヒメバチ亜科（Pimplinae）には，4 つの族（Delomeristini, Ephialtini, Perithoini, Pimplini）が認められているが，かつてはクモヒメバチ属群も独自の族 Polysphinctini として扱われていた（Townes 1969, Townes & Townes 1960）．本亜科および近縁分類群の系統解析の結果，Polysphinctini を認めると，Ephialtini が側系統群となること，また族間のバランスを保つため，Polysphinctini を族のランクから降格させて，後者に含める処理がなされた（Wahl & Gauld 1998）．ただし“Polysphinctini”の単系統性自体は強く支持されている（Wahl & Gauld 1998，Gaulsd & Dubois 2006）ため，命名規約上の単位ではないものの，利便性から現在も属群として扱われることが多い．クモヒメバチ属群（以下，クモヒメバチと称する）は，すべての生物地理区から，あわせて 23 属約 240 種が知られている（Yu et al. 2011，表 1）．分布の中心は全北区のように見えるが，一部の系統は新世界に分布を拡げ，中南米では *Hymenoepimecis*，*Eruga* などの固有の属が繁栄している．*Zatypota* のように多数の種を含むものがある一方で，*Lamnatibia* や *Pterinopus* といった 1 属 1 種のみが知られる属もある（Gauld & Dubois 2006, Palacio et al. 2007）．日本には未記録のものを含めると，中南米やマダガスカル島特産のものを除いた，ほぼすべての属が確認されており，日本のクモヒメバチ相は全北区のそれをよく代表しているといえる．

日本産クモヒメバチ

日本からは 9 属 30 種のクモヒメバチが記録されている（Konishi 2014）が，現時点でこれらに加えて 16 種の未記録・未記載種が生息することが判明している（松本未発表）．この種数は，全世界の既知のクモヒメバチの種数からみてもかなり大きいが，おそらく現実には多数の未記載種が世界に存在していることを示しているだけなのであろう．クモヒメバチは国内では本州以北で多くみられ，特に北海道や東北地方では種数，個体数ともに多い．反対に九州，沖縄と南下するにつれて，種数は少なくなるが，琉球列島には *Zatypota yambar* のように固有の種も存在する（Matsumoto & Takasuka 2010）．

以下に日本でみられる属を簡単に紹介し，代表的な種について図を示す．クモヒメバチが形態的に非常に多様な分類群であることが見てとれると思う．この他にも新属を設立し，その中に含めるべき種が存在する．

Acrodactyla（図 1）：サラグモ類を寄主とする *degener* group とアシナガグモ属を寄主とする *quadrisculpta* group に 2 分される．日本には未記録種を含めて，前者が 1 種，後者が 4 種生息する．

Aravenator（図 2）：モンゴルと日本産の標本に基づいて記載された *A. kamijoi* Momoi のみを含む．寄主は不明．

Brachyzapus（図 3）：Gauld & Dubois（2006）により *Zabrachypus* より分離されたた 3 既知種を含む．いずれも棚網を張るタナグモ科のクモを寄主として利用する（松本 2011）．

Chablisea：Gauld & Dubois（2006）により設立された属で，日本からは未記録の 1 種が知られている．

Eriostethus：本州から琉球列島にかけて分布するアカクモヒメバチ *E. rufus*（図 4）のみが知られている．属全体の分布は東洋区熱帯–亜熱帯を分布の中心にしており，本種の本州での生息は属の分布の北端にあたる．

Longitibia（図 5）：中国産の *L. sinica* をタイプ種として設立された属で，日本から 1 種が知られている．

Megaetaira：Gauld & Dubois（2006）により *Acrodactyla* から分離された *A. madida* をタイプ種として設立された属．日本産の *A. varicarinata* と *A. inoperta* も本属に移動させる必要があると考えられているが，分類学上の処理はまだ行

表 1. クモヒメバチ各属の種・亜種数および分布.

	属	種数	亜種数	化石種数	旧北区 Palaearctic	東洋区 Oriental	エチオピア区 Afrotropical	オーストラリア区 Australasia	新北区 Nearctic	新熱帯区 Neotropical
1	*Acrodactyla*	32	1		○	○		○	○	
2	*Acrotaphus*	10							○	○
3	*Aravenator*	1			○	○				
4	*Brachyzapus*	3			○	○				
5	*Chablisea*	6			○	○		○		
6	*Dreisbachia**	11			○	○		○	○	○
7	*Eriostethus*	18			○	○		○		
8	*Eruga*	14					○		○	○
9	*Flacopimpla*	6							○	○
10	*Hymenoepimecis*	14								○
11	*Inbioia*	1								○
12	*Lamnatibia*	1								○
13	*Longitibia*	1			○					
14	*Megaetaira*	1			○					
15	*Oxyrrhexis*	4	1		○	○			○	
16	*Piogaster*	7	1		○				○	
17	*Polysphincta*	27		6	○	○			○	○
18	*Pterinopus*	1					○			
19	*Reclinervellus*	4			○					
20	*Schizopyga*	13	4		○	○	○		○	○
21	*Sinarachna*	5	1		○	○			○	
22	*Ticapimpla*	5								○
23	*Zabrachypus*	7		1	○	○			○	
24	*Zatypota*	49	6		○	○	○	○	○	○
	合計	241	14	7						

*現時点では *Schizopyga* のシノニムとして扱われている.

図 1. タケワキクモヒメバチ *Acrodactyla takewakii*（全形側面）.

図 2. カミジョウクモヒメバチ *Aravenator kamijoi*（新称）（全形側面）.

図 3. ニッコウクモヒメバチ *Brachyzapus nikkoensis*（全形側面）.

われていない.

Piogaster（図 6）：*P. daisetsuzana* のみが分布する．世界から 7 種が知られるが，いずれの種も標本数は少なく，寄主は未知．Gauld & Dubois（2006）はカナダのナショナルコレクションに含まれる，ハエトリグモ科の 1 種から羽化したとされる標本について触れている.

Polysphincta：クモの寄生者であるヒメバチに用いられた古い属名で，クモヒメバチには，かつてこの属名と結び付けられたことのある種が多い．実際には単系統ではない可能性が高い（Gauld & Dubois 2006）．日本からは *P. asiatica*（図 7）と 2 未記録種が知られている.

Reclinervellus（図 8）：3 種が分布する．いずれもゴミグモ属 *Cyclosa* のクモを寄主とする.

Schizopyga：Gauld & Dubois（2006）により *Dreisbachia* 属が本属のシノニムとされた．この処置によって，*S. circulator*（図 9），*S. frigida* に加えて，*flavifrontalis, pictifrons, punctata* の 3 種が本属に所属することとなった．これらの他に未記録の 1 種が知られている.

Sinarachna：日本からは未記録の属で，2 未記載種，1 未記録種を含む.

Zabrachypus：世界で 2 種のみが知られているが，いずれの種でも寄主は不明．日本に 1 未記載種を産する.

Zatypota（図 10）：クモヒメバチ属群で最も多くの種を含む属で，全世界に分布する．日本からは 12 既知種と 1 未記載種が知られている.
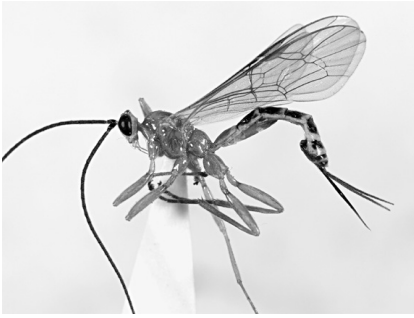
図 4. アカクモヒメバチ *Eriostethus rufus*（全形側面）.

図 5. ナガアシクモヒメバチ *Longitibia* sp.（全形側面）.

図 6. *Piogaster daisetsuzana*（全形側面）.

図 7. *Polysphincta asiatica*（全形側面）.

図 8. *Reclinervellus masumotoi*（全形側面）.

図 9. *Schizopyga circulator*（全形側面）.

クモヒメバチの生活史

・寄生様式

クモヒメバチはグループ全体としては，比較的広い寄主範囲をもつ．一方で属ごとの寄主をみると，利用するクモはある程度決まっている（表 2）．例えば *Schizopyga* は産卵室の中のフクログモ科を利用し，*Brachyzapus* は棚網を張るタナグモ科を利用する．また *Polysphincta* や *Reclinervellus* は円網を張るコガネグモ科を利用し，*Zatypota* は主として不規則網を張るヒメグモ科を利用する．このようにクモヒメバチは様々なクモを寄主として利用しているが，クモヒメバチと同じく，子の餌資源としてクモを利用するクモバチ（ベッコウバチ）科（清水 2002）と比較すると，トタテグモ下目の利用は見られないなど，寄主範囲はより狭い．

各種の利用する寄主は，多くの場合，1 種あるいはごく近縁の数種に限られている（Matsumoto & Konishi 2007, Korenko et al. 2011）．クモヒメバチは，それぞれ独特の構造のクモの網に近づき，クモを麻酔し，体表の安全な部位に卵を産み付ける．また，孵った幼虫はクモを殺さないように巧妙にクモの体表から体液を摂取して成長する．このような寄主との密接な関係が，高い寄主特異性をもたらしたと考えられる．日本において，同所的に生息する *Zatypota* ではそれぞれの種が，厳密な 1 対 1 の寄主・捕食寄生者関係を示すことが観察されている（Matsumoto & Takasuka 2010）．しかし，少数ながら，寄主の幅が広く，それが数属にわたる種も存在する．アカクモヒメバチ *Eriostethus rufus* はコガネグモ科のクモを寄主として利用するが，これまでにコガネグモダマシ（*Larinia*），サツマノミダマシ，ワキグロサツマノミダマシ（*Neoscona*），オニグモの 1 種（*Araneus*），コガタコガネグモ（*Argiope*）などが寄主と知られている．この寄主の幅は，寄主の夜間活動性（コガタコガネグモを除く）が関連しているのかもしれない．

また，Korenko et al.（2011）は飼育環境下で *Zatypota percontatoria* のメス成虫に，様々なクモを与え，寄主として利用するか否かを調べた．この種は自然状態ではヒメグモ科の *Theridion varians* とこれに近縁な数種のヒメグモという狭い寄主範囲をもつことが知られていたが，実験からもその狭食性が確認された．彼らは，近縁の複数の寄主を利用することには，産卵行動を変更することなく，季節ごとの利用可能性に応じて，寄主をシフトすることができるという利点があると考えた．

クモヒメバチは，クモの体表上で幼生期を送るという，特殊な寄生様式をもつため，非常に興味深い生物学上の話題を提供する．具体的には産卵行動，幼虫の成長，寄主操作，そして，それらの多様性である．

捕食寄生昆虫はその寄生様式によっていくつかのカテゴ

表 2. クモヒメバチ各属が利用する寄主の科.

寄主の科 寄生者の属	タナグモ科 Agelenidae	フクログモ科 Clubionidae	ツチフクログモ科 Miturgidae	ワシグモ科 Gnaphosidae	ハエトリグモ科 Salticidae	サラグモ科 Linyphiidae	アシナガグモ科 Tetragnathidae	コガネグモ科 Araneidae	ヒメグモ科 Theridiidae	ハグモ科 Dictynidae	カニグモ科 Thomisidae
Brachyzapus	○										
Dreisbachia				○							
Inbioia											
Piogaster					?						
Schizopyga		○									
Zabrachypus											
Acrodactyla						○	○				
Eruga						○					
Lamnatibia											
Longitibia						○					
Megaetaira							○				
Acrotaphus							○	○			
Aravenator											
Chablisea									○		
Eriostethus								○			
Flacopimpla									○		
Hymenoepimecis							○	○			
Oxyrrhexis						?	?	?	○		?
Polysphincta			?					○	?		
Pterinopus											
Reclinervellus								○			
Sinarachna						○		○	?		
Ticapimpla											
Zatypota	?					○*	?	?	○	○	

（*：おそらく属を分割すべき種による．？：疑わしい記録．）

リーに分けることができる．その代表的なものは外部捕食寄生者 ectoparasitoid と内部捕食寄生者 endoparasitoid，そして，飼い殺し寄生者 koinobiont と殺傷寄生者 idiobiont である（Askew & Shaw 1986）．飼い殺し寄生は産卵後も寄主の成長を許すことにより，増加する餌資源を利用する寄生様式である．一方で殺傷寄生は産卵時に寄主を殺すか，正常な活動ができない状態にして，その時点で存在する資源量のみを餌として利用する寄生様式である．飼い殺し寄生者は通常内部寄生者で，殺傷寄生者は繭や材中などの隠れた場所にいる寄主の外部寄生者であることが一般的である．このためクモヒメバチは外部寄生性の飼い殺し寄生という，他の分類群ではほとんど見られない特殊な寄生習性を持っているといえる．

クモヒメバチのメスは寄主クモに襲いかかり，産卵管で刺して麻酔を行う．そして，寄主クモが一時的な不動状態に陥っている数分から数十分の間に，体表に卵を 1 個産み付けた後，その場を立ち去る．麻酔から回復したクモは網を張り，獲物を捕らえるなど，寄生を受けていないクモと同様の生活を続ける．孵化した幼虫はクモの体表上でクモの体液を吸収しながら成長し，数回の脱皮を経て終齢幼虫となる．終齢より前のステージでは摂食はゆるやかであるが，終齢幼虫は寄主を吸収する速度を急激に増加させ，成長を完了させる．この段階で寄主クモは死亡し，捨てられる．成熟したハチの幼虫はクモの網の上で繭を紡ぎ，その中で蛹化する．多くの場合，1–2 週間の後に，羽化した成虫が繭の一端をキャップ状に切り離して，繭の外に脱出する．以上がクモヒメバチの基本的な生活史であるが，それぞれの種は寄主クモに適応した独特の生活史をもつ．

寄生習性と関連してクモヒメバチはヒメバチ科としては特殊な形態的特徴を示す（Gauld & Dubois 2006，松本 2003，2009）．クモヒメバチの跗節第 5 節は顕著に膨らみ，爪と arolium はよく発達する（図 11）．クモヒメバチはクモの網の上に留まったり，移動したりする必要があるため，これらの形態は，糸の上での移動に関連して発達したものかもしれない．あるいは，クモを麻酔する際にクモを素早く保持するのに役立っている可能性もある．クモヒメバチの産卵管は先端に向けてなだらかに細くなっており（図 12），他の多くのヒメバチの産卵管が先端付近で急に細くなるのとは異なる．この形質状態は有剣ハチ類で見られ，毒針として寄主に突き刺すのに都合が良い形状である．産卵管は卵を通す管としての機能を失い，卵は腹部の末端付近から産出される（Eberhard 2000, Matsumoto & Konishi 2007, Matsumoto 2008, Gonzaga & Sobczak 2007）．

クモヒメバチの寄主クモへの寄生率はときに非常に高いことが知られている．Gonzaga & Sobczak（2007）は調査した *Araneus omnicolor* のメス成体の 41%で *Hymenoepimecis* の 1 種の寄生を観察し，Fincke（1990）は *Nephila clavata* で別の *Hymenoepimecis* の 1 種による約 30%の寄生率を記録している．Matsumoto & Konishi（2007）はゴミグモに寄生する *Reclinervellus tuberculatus* において，0%から 43%の生息場所によって異なる寄生率を報告している．寄生率は生息場所や季節によっても変化するが，クモヒメバチはクモの個体群の動態に大きな影響を及ぼしている可能性がある．

クモヒメバチの越冬は，大部分の種において，寄主クモの体表上で若齢幼虫の段階で行われる（Fitton, Shaw & Austin 1987, Gauld & Dubois 2006）．*Megaetaira madida* では例外的に，丈夫な繭の中で前蛹の段階で冬を越すことが知られている（Fitton, Shaw & Austin 1987）．また *Zatypota maculata* は成虫が常緑樹の葉裏にとまって越冬する（Masumoto & Takasuka 2008）．
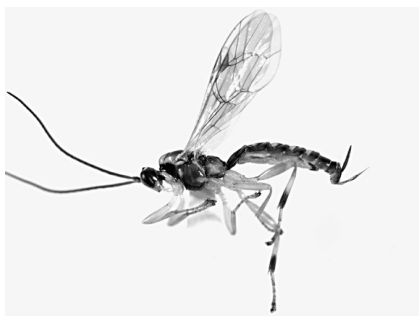
図 10.　*Zatypota maculata*（全形側面）.
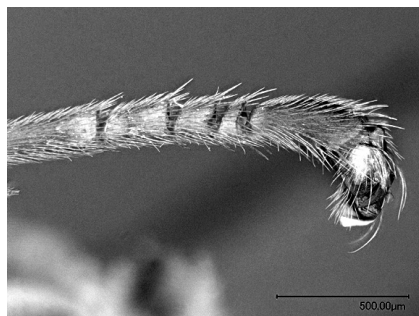
図 11.　ホソハラクモヒメバチ *Brachyzapus tenuiabdominalis* の後脚跗節.

図 12.　ホソハラクモヒメバチ *Brachyzapus tenuiabdominalis* の産卵管（スケールは 0.5 mm）.

・産卵行動

クモヒメバチのメスは，卵や孵化した幼虫が寄主のクモによって取り除かれないような安全な部位を選んで産卵する必要がある．メスはクモを針で刺して一時的な麻酔を行うが，これには強力な捕食者であるクモとの直接のコンタクトというリスクが伴う．寄主となるクモの網の構造や，捕食行動は多様であるので，これを攻略するためのクモヒメバチの行動もまた多様であることが知られている．ただし，野外でクモヒメバチの産卵行動を観察できる機会は稀で，その報告も以下のようにごく限られている．

Eberhard（2000）は *Hymenoepimecis argyraphaga* のメスが，寄主である *Plesiometa argyla* に 14 回アタックし，うち 8 回で産卵に成功するのを観察した．ハチは垂直円網の中心にいるクモから 10–30 cm 離れたところをホバリングし，10–15 cm の距離からクモに突撃して，これを脚で抱え，針で刺した．*Theridion evexum* の網は葉でできた隠れ家とその前面の迷網，そして迷網から延ばされた粘着糸からなる．Weng & Barrantes（2007）は *Zatypota petronae* がホバリングしながらこのクモの隠れ家に接近し，そのまま中に飛び込むのを観察した．これらの例では障害物の有無という差はあるが，共にハチはクモに直接飛びかかっている．

Gonzaga & Sobczak（2007）の観察した *Hymenoepimecis* sp. の寄主 *Araneus omnicolor* は，円網とそれに隣接した迷網からなる網を張り，普段は迷網のなかに吊り下げられた巻葉に隠れている．ハチは迷網にとまってクモが出てくるのを待ち，獲物が網にかかって，クモがそれを捕らえに隠れ家から出て来た瞬間にこれに飛びかかる．*Longitibia* sp. は枝先に張られたクスミサラグモ *Neriene fusca* のハンモック網の迷網部あるいはシート部分にぶら下がり（図 13），クモが近づいてくるとこれを攻撃する（松本未発表）．以上の 2 例はハチが網にとまって，クモが近づいてくるのを待つ，待ちぶせタイプの攻撃様式である

ニホンヒメグモ *Parasteatoda japonica* は底部にシート網のある不規則網を張る．多くの場合，迷網部分に隠れ家として枯れ葉が吊り下げられている．*Z. maculata* は枠糸や迷網の糸をたどって，隠れ家に向かって移動し，途中でクモと出会うと，これに飛びかかる．クモが何らかの理由で網の他の場所にいても隠れ家を目指して進む個体も観察されている．この例では，ハチがクモのいる場所に自ら向かっている点で上の例とは異なる．

イネ科植物の葉を折りたたんで産卵室を作るフクログモ類に寄生する *Schizopyga* は平たく変形した大あごで，葉の縁を綴じ合わせているクモの糸をハサミで切るようにして破り，中に侵入してクモに飛びかかって麻酔を行う（Nielsen 1923，松本未発表）．この例は閉鎖空間を抉じ開けて，中に侵入する点が特徴的である．

ニッコウクモヒメバチ *Brachyzapus nikkoensis* は棚網を張るクサグモ類を寄主として利用する．樹木の周辺をゆっくりと飛んでいるメスはクサグモ類の棚網を見つけるとその中へ飛び込む（図 14）．その振動によってクモは管状住居から飛び出してくるが，ハチはそのクモに飛びかかって体をつかみ，針で刺して麻酔する（Iwata 1942, Matsumoto 2008）．クモが住居から出てこない場合は，棚網から立ち去ることもあれば，住居に向かってゆっくりと近づくこともある．この例では網に着地するときの振動によってクモがおびき寄せられる点が特徴的である．

オオヒメグモ *Parasteatoda tepidariorum* は不規則網を張り，そこから粘球のついた釣り糸を下ろす．このクモに寄生するマダラコブクモヒメバチ *Zatypota albicoxa* は，枠糸や迷網を伝ってクモに近づく場合（Takasuka et al. 2009）と，網の近くでホバリングしてクモを見つけると直接飛びかかる場合（松本未発表），あるいは，迷網にぶら下がって待ち伏せを行う場合（Takasuka et al. 2009）がある．その他に飼育環境下では，釣り糸の末端付近で仰向けになり，粘球の付着した糸を脚で弾いて，それに反応して近づいてきたクモに飛びかかるといったような，より積極的な誘因と考えられる行動も観察された（Takasuka & Matsumoto 2011）．これらの観察は本種が状況に応じて柔軟に産卵行動を変化させ得ることを示唆している．
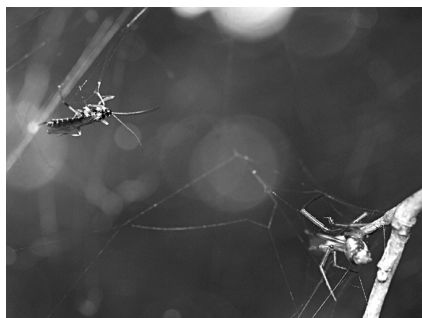
図 13. クスミサラグモの網にぶら下がるナガアシクモヒメバチ *Longitibia* sp.

図 14. クサグモの棚網に飛び込んだニッコウクモヒメバチ *Brachyzapus nikkoensis*.

図 15. コブクモヒメバチ *Reclinervellus tuberculatus* のこすり行動.

クモに飛び掛かった後の行動は，いずれの種でもよく似ている．腹部を強く曲げて針でクモを刺すが，その場所は口器の周辺であることが多い（Eberhard 2000b, Matsumoto & Konishi 2007, Matsumoto 2008, Gonzaga & Sobczak 2007）．針で刺されたクモは不動状態に陥る．引き続いて脚の基部を刺す行動がしばしば観察される（図 15）．

クモの麻酔に成功したハチは，寄主の体表，特に産卵しようとする部位周辺を産卵管で執拗に擦る行動を見せることが多くの種で知られている（Eberhard 2000b, Matsumoto & Konishi 2007, Matsumoto 2008, Gonzaga & Sobczak 2007）．この行動により，すでに産み付けられた卵や幼虫が発見されると，それらは取り除かれる（Gonzaga & Sobczek 2007）．取り除き行動は飼育条件下（*Zatypota albicoxa*）でも再現され，除去に時間のかかる大きな幼虫までもが，メスバチによって取り除かれた（Takasuka et & Matsumoto 2011）．麻酔に成功するまでは，すでに他個体に攻撃されたクモかどうか判断できず，また麻酔を行うまでにコストが掛かるため，いったん攻撃に成功すれば，大きなコストをかけてでも卵や幼虫を取り外し，利用すると考えられている．

産卵管を使った産卵部位の精査が終わったメスはそこに卵を生みつける．産卵位置は属・種ごとに厳密に決まっている（Gauld & Dubois 2006）

同じ寄主を，同所的に分布する近縁な 2 種のクモヒメバチが利用する場合，産卵部位つまり，幼虫が定位する場所が異なる例が知られている．Matsumoto & Konishi（2007）はゴミグモ *Cyclosa octotuberculata* が，*Reclinervellus tuberculatus* と *R. masumotoi* の 2 種の近縁なクモヒメバチに利用されることを見出したが，ゴミグモの体表上での幼虫の付着場所は，前者で腹部の基部，後者で腹部末端と異なっていた（図 16）．これは各種内の個体間の競争が干渉して（片方の種がそれを避けるように）獲得された状態と考えられる．同じ現象は，南米産の *Araneus ominicolor* を寄主とする *Hymenoepumecis neotropica* と *H. veranii* でも観察されている（Sobczak et al. 2012）．*Reclinervellus* の例では，越冬後の幼虫の成長は *R. masumotoi* の方が早く，寄主上の幼虫の種間競争では *R. masumotoi* の方が優位であるらしい（Matsumoto & Konishi 2007）．実際に寄主 1 個体に両種の幼虫が寄生している例も時折見られるが，その場合，必ず *R. masumotoi* のみが幼生期を全うする．

Takasuka et al.（2009）は体サイズの大きな寄主に産卵された卵からはメスのハチが，小さな寄主からはオスのハチが羽化することを明らかにした．これは他の寄生バチでも一般的にみられる現象であり（Ueno 1999），メスが寄主のサイズをいずれかの段階で評価し，受精・非受精卵の産み分けを行っていることを示唆している．

クモヒメバチのメスが何を手がかりに寄主クモを探索しているのかはまだ解明されていない．クモが獲物を捕獲するために張る網は，これを攻撃しようとするクモヒメバチにとって，邪魔になるかもしれないが，網の構造が視覚的に，寄主探索の手がかりとなっているのかもしれない．Eberhard（2000）は寄主の網を発見した *Hymenoepimecis argyraphaga* がいったん寄主を認めてから，垂直の円網を飛び越え，反対側からクモに向き直り攻撃したこと，攻撃は必ずしも風下からではなかったことから，少なくとも寄主認識の最終段階では視覚が用いられているとした．

クモヒメバチの一部の種は夜行性であることが知られて
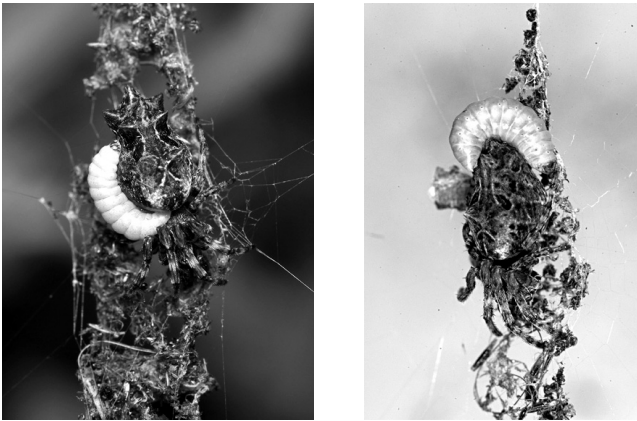
図 16. ゴミグモを利用するクモヒメバチ 2 種の幼虫付着位置の違い．左，コブクモヒメバチ *Reclinervellus tuberculatus*; 右，マスモトゴミグモヒメバチ *R. masumotoi*.

いる．これらの種では他の夜行性ハチ類と同様，体色が赤褐色となり，単眼が大きく発達し，しばしば灯火に飛来する．日本産のアカクモヒメバチを含む *Eriostethus* 属はその代表であるが，中南米に生息する *Ticapimpla*，*Hymenoepimecis* および *Polysphincta* の一部の種でも，このような形態的特徴が見られる（Gauld & Dubois 2006）．これらのクモヒメバチの寄主が，日没頃に網を張りはじめ，夜間に捕食活動を行うコガネグモ科のクモであるのは興味深い．夜間の寄主探索では視覚は利用し難いと考えられるので，網やクモから発せられる化学物質が寄主探索に利用されている可能性があるが実際に確かめられた例はない．

・幼生期

クモヒメバチの卵はメスによって寄主クモの体表の特定の部位に貼り付けられる．多くの種で，卵から孵った幼虫は卵殻内に体の後半部を残したまま（Eberhard 2000b, Takasuka & Tanaka 2013），クモの体から体液を吸収する．寄主からの脱落は，寄主の凝固した血リンパ（hemolymph）と腹部腹面の対になった突起によって避けられる（Nielsen 1926, Eberhard 2000b）．ハチの幼虫がつけた傷から溢出した血リンパがクモと幼虫の間に拡がって凝固し，サドルと呼ばれる土台が形成される（Nielsen 1923, Eberhard 2000b，図 17）．凝固した血リンパは寄主の体内までつながり固定されている．またハチの幼虫の体節の隙間まで延びているのも観察される．幼虫の腹部の後半の腹面には 1 ないし 2 対のタップと呼ばれる突起（図 18）が存在し，この突起を取り囲むように血リンパが凝固していることによって，幼虫の体はクモの体表上で固定される．幼虫は大あごを使ってクモの体表に微小な穴を開け，そこからおそらく血リンパを吸収する（Eberhard 2000b）．幼虫は時折摂食場所を変え，また成長に伴って，摂食点は体の
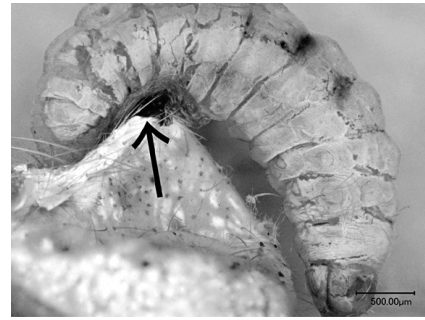
図 17. アカクモヒメバチ *Eriostethus rufus* の幼虫によって形成されたサドル（幼虫の脱殻と一体になっている）.
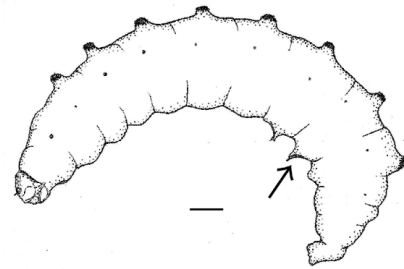
図 18. コブクモヒメバチ *Reclinervellus tuberculatus* の終齢幼虫（側面，矢印はタップ．スケールは 1 mm）.
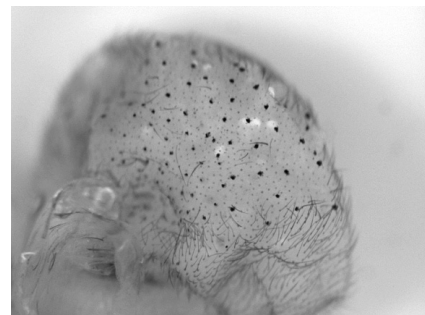
図 19. 寄主のニホンヒメグモ腹部の体表上に見られる *Zatypota maculata* 幼虫による摂食跡（黒色の斑点）.
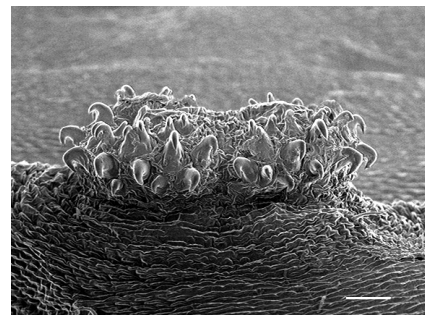
図 20. コブクモヒメバチ *Reclinervellus tuberculatus* 終齢幼虫の背面突起とフック（走査型電子顕微鏡画像，スケールは 50 μm）.

固定位置から離れていくため，摂食痕はクモの体表上に広く散らばって観察される（図19）．幼虫は終齢までに数回脱皮を行うが，幼虫の正確な齢数は追跡が困難なため明らかになっていない．

クモヒメバチの幼虫は終齢へと脱皮する際に劇的な形態的変化を経る．幼虫の腹部各節背面に対になった突起が現れる．この突起は伸縮性が高く，先端付近には外向きの微小なフックを多数具える（図20）．内圧がかかると突起は膨らみ，フックが外向きに広がるため，これが網の糸に掛かる．逆に圧力が小さくなると突起は体内に引き込まれるので，フックは糸から外れる．クモヒメバチの幼虫は終齢になると一気に寄主を吸収し，その結果寄主は死亡するが，幼虫はその前に背面突起を利用してクモの網の上で自らの体を保持するため，網からの落下は避けられる．この突起とフックは閉鎖された産卵室の中の寄主に寄生する *Schizopyga* や閉じた管状住居で繭を作る *Brachyzapus*（図21）ではあまり発達していない（Matsumoto 2008）が，円網などの aerial web を張るクモを寄主とするものでは非常に発達している（Eberhard 2000b, Matsumoto & Konishi 2007）．幼虫が終齢あるいは終齢へと脱皮する直前に寄主クモの行動を操作して，網の構造を変化させる種も少なからず報告されている．こうして出来た網は cocoon web あるいは操作網と呼ばれるが，これについては次の項目で触れる．

クモヒメバチの繭はクモの網上に作られる．繭は大部分の種では紡錘形（図22）で，地面に対して垂直に形成されるものが多いが，*Acrodactyla*，*Eruga* のように断面が四角となるように側面に隆起をもち，水平に作られるものもある（Nielsen 1923, Gauld & Dubois 2006，図23）．繭には非常に目が荒く，中の幼虫や蛹が見えているものと，非常に密な糸，あるいは幼虫の分泌物からなる密閉度の高いものがある．一般に繭の中の昆虫の幼虫や蛹は，寄生バチの寄主として高頻度で利用されるが，クモの網上に形成されたクモヒメバチの繭ではほとんど寄生者は見られない．ただし，樹の幹の表面に小さな不規則網を張るコケヒメグモに寄生する *Zatypota dendrobia* では，繭はほぼ幹に接しており，*Gelis* や *Bathythrix*（トガリヒメバチ亜科）の寄生を受け，その寄生率はしばしば30%近い高い値となる（松本未発表）．

寄主操作

クモの網の上での繭の形成には，アリなどの捕食者や捕食寄生者の攻撃を避ける効果があるかもしれない．しかし，一方でクモの網は壊れやすい構造物であり，寄生の結果クモが不在となり，網のメンテナンスが行われなくなると，破損・落下の危険性は一層大きくなる．このジレンマはハチの幼虫によるクモの行動操作と，その結果としての強化された網によって見事に解決されているようにみえる．Eberhard（2000a, 2000b）は *Hymenoepimecis argyraphaga* に寄生された *Plesiometa argyra* が，ハチの幼虫が終齢になる前の夜に，通常の網とは全く異なる構造の網（cocoon web）を張るのを観察した．このクモは通常，垂直円網を張るが，幼虫を着けたクモの作った網（図24）は，ハブとそこから放射状に伸びる数本の糸（何重にも張られ，先端では分かれている）のみから成るもので，枠糸も粘着糸も失われていた．この構造は通常の網に比べて，明らかに丈夫で，強い雨にも耐えられるものであった．造網行動の観察から，操作網は通常の網を張る行動の一部分の単純な繰り返しで形成されることが分かった．直前で幼虫を取り除いても，網の変形は起こることから，幼虫から何らかの物質が注入されて操作が行われていることが推測された．さらに，少し早い段階で幼虫を取り除くと変形は起こらないこと，操作網の作成は幼虫を取り除いた後もしばらく続き，徐々に正常に戻っていくことなどから，その物質の効果は急速かつ持続的であると考えられた（Eberhard 2000a）．その後様々なクモヒメバチで，寄主の網構造の変形が報告されている（Matsumoto & Konishi 2007, Gonzaga et al. 2010, Eberhard 2010, Gonzaga & Sobczek 2011, Eberhard 2013, Korenko et al. 2014）が，これらの操作網には，網サイズの減少につながる枠糸の短縮，粘着糸の消失，縦糸の減少・重複あるいは消失といった共通の傾向が見られる（図25, 26, 27）．これらの構造上の変化は，雨や落下物に対して
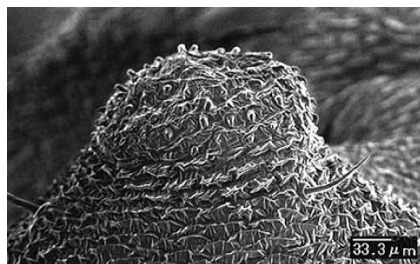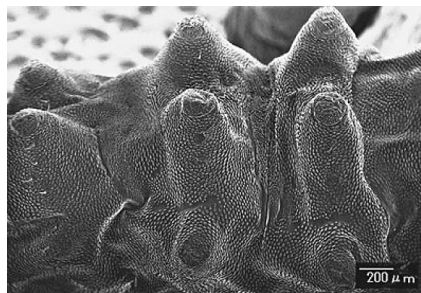
図21. ニッコウクモヒメバチ *Brachyzapus nikkoensis* 終齢幼虫の背面突起とフック（走査型電子顕微鏡画像，右は背面突起を拡大したもの）．

図22. マダラコブクモヒメバチ *Zatypota albicoxa* の繭．

図 23.　タケワキクモヒメバチ *Acrodactyla takewakii* の繭.

図 24.　*Plesiometa* の円網（a）と Hymenoepimecis argyraphaga 幼虫の行動操作により変形した網（b）（Eberhard 2000a より，引用許諾済）.

図 25.　コブクモヒメバチ *Reclinervellus tuberculatus* の操作により変形したゴミグモの網.

図 26.　ナガアシクモヒメバチ *Longitibia* sp. の操作により変形したクスミサラグモの網.

図 27.　*Acrodactyla carinator* の操作により変形したアシナガグモの網．最も単純な操作網.

図 28.　ニッコウクモヒメバチ *Brachyzapus nikkoensis* の操作により変形したクサグモの網（管状住居の入口と壁面の一部を取り除いたもの）.

の耐久性を高め，網を壊す可能性のある獲物がかからないようにする点でクモヒメバチの生存に関して適応的である.

操作網のハチの生存率に対する効果が実証された例としては，クサグモに寄生するニッコウクモヒメバチの実験があげられる．Matsumoto（2008）は，ヒメバチに寄生されたクサグモは，管状住居の中でベール状の糸に覆われた空間を作ることを見出した（図 28）．野外条件下で実験的にベールの一部を取り除くとほとんどの場合で幼虫やクモの死骸が消失し，羽化成功率は著しく低下した．いくつかの例ではヒメアリが幼虫を捕食しているのが観察された．クモが幼虫の操作を受けて造ったこの構造は，管状住居の耐久性を増すとともに，棚網に侵入するアリ等の捕食者からハチの幼虫や蛹を保護する効果がある.

幼虫による操作は，クモの生活史のある時期の行動を引き出していると考えられる例がいくつか報告されている．その検証には，複数の寄主を利用しているクモヒメバチでそれぞれの影響を比較するのが有効である．Korenko & Pekar（2011）の観察した *Zatypota percontatoria* が寄生した *Neottiura bimaculata* と *Theridion varians* はそれぞれ，密な迷網と球状の構造という異なる操作網を作ったが，これらはともにそれぞれのクモが越冬時に形成する網の構造であった．すなわち，このヒメバチは異なる種から，同じ越冬時の造網行動を引き出していることが示唆された．彼ら

は，クモが防御的な網を必要とする時に体内で作られる物質と類似した物質を幼虫が注入しているのではないかと考えた．

Zatypota petronae に寄生された *Theridion evexum* では，隠れ家となる葉の綴じ合わせの部分を強化し，開口部にも何重にも糸を渡すことが観察されている．前者は隠れ家を作るときの行動の繰り返しであり，後者は脱皮時に特によく見られる構造であった（Weng & Barrantes 2007）．

網の変形は，円網部分の単純な消失（Gonzaga & Sobczak 2007），通常の造網行動の一部が選択的に省かれたり，発現したりすることによって独特の構造となるもの（Eberhard 2001），通常の網との対応がつかないもの（Weng & Barrantes 2007，Matsutmoo 2008，Eberhard 2013）など様々である．しかし，一貫してそれぞれの寄主の生活史によく合致している．Eberhard（2010b）は寄主である *Anelosimus* に，皿網全体をシート状の糸で覆わせるという操作を行う *Zatypota* 属の 1 種に関して，寄生されたクモが，状況に応じて操作網を作る行動を柔軟に変化させていたことから，寄主の操作は，単純な行動単位の繰り返しと言うよりはむしろ，網全体のデザインを決定させるような，より高次な操作である可能性を指摘した．さらに Eberhard（2010a）は，*Polysphincta gutfreundi* に寄生された *Allocyclosa bifurca* から幼虫を除去する実験によって，クモの行動に対する幼虫の操作には方向性があることを見出した．操作状態からの回復はこれとは逆の順番をたどり，幼虫の取り除きが遅いほど影響は大きくて長続きすることから，累積的な効果のある，あるいは量依存的な物質が幼虫に注入されていると考えた．また，いくつか造網行動は，別個の操作を受けているとして，複数の物質が操作に用いられている可能性を指摘した．

Korenko et al.（2014）は *Araniella* 属のクモを利用する *Polysphincta* 2 種と *Sinarachna* の繭を比較し，糸の密な操作網を張らせる *Polysphincta* では繭の糸の目が荒く，それほど糸が密ではない操作網を張らせる *Sinarachna* では繭が頑丈であることを見出した．彼らは，これらの違いは，寄主に頑丈な操作網を作らせる（すなわち餌資源を造網にまわす）ことと，幼虫が丈夫な繭を作ることの，投資上のトレードオフに対しての属間の戦略の違いから生じていると考えた．

寄主操作は非常に興味深い現象であるが，その進化に関しての議論は少ない．Gonzaga & Sobczak（2011）は *Hymenoepimecis* と近縁の *Acrotaphus* 属の 1 種（*A. chedelae*）が，垂直円網を張る寄主 *Argiope argentata* に操作網を張らせることを報告した．この三次元の操作網は *Hymenoepimecis* のそれと似ていた．彼らは，クモの行動の操作はクモヒメバチ属群内の離れたクレードで見られることから，それぞれで独立して派生したと考えられるが，*Hymenoeimecis*，*Acrotaphus*，*Polysphincta* の含まれるクレードの共通祖先でも一度生じたと考えた．近年，操作網に関する情報はさらに増え，後述のように系統関係の再構築も新たに行われているので，寄主操作の起源と進化に関してはそれらを勘案して検討されるべきであると考える．

クモヒメバチ研究の現在とこれから

これまでに日本から確認されたクモヒメバチは 46 種に上り，実際に生息する種に対する解明率も，比較的高いと考えられるが，最近 1 年間でもこれまでに認識されていなかった種が数種見出された．例えば，*Zatypota* 属の 1 種は今のところ北海道東部からのみ知られる未記載種である．この属はごく最近再検討されたもので（Matsumoto & Takasuka 2010），その際にかなりの標本が調べられたにも関わらず，その存在は未知であった．これまで調査の及ばなかった地域でのサンプリングは，日本のファウナに新たな種の追加をもたらす可能性がある．もう 1 種は分子マーカーを用いた解析の過程で見出された．形態上の差異は安定してはいるが軽微で，これまで見逃されてきた．分子マーカーを用いた調査が進めばさらに隠蔽種の存在が明らかになるかもしれない．いずれにしても日本産の種の記載と分類体系の確立は喫緊の課題である．

・クモヒメバチ研究における分子情報の利用

近年の分子生物学的手法の発達により，DNA の塩基配列の情報の入手が容易になり，生態学，行動学，系統学など様々な研究分野で利用されるようになった．クモヒメバチの研究においても，分子情報は非常に有用なツールとなる．

分子情報の有利な点の一つとして，成長段階を問わず適用できることがあげられる．日本産のクモヒメバチではおよそ半数の種で寄主が不明であるが，世界的に見ると寄主の知られていないものの割合は更に高い．その解明にはクモヒメバチの幼虫や卵の付着したクモを飼育し，ハチの成虫を得る必要があった．クモの種によっては飼育が難しく，途中で死亡してしまうこともあり，首尾よく終齢幼虫まで育てても，繭の形成や，羽化に失敗する事も多い．Miller et al.（2013）はヨーロッパ産の 3 種のクモヒメバチに関して，摂食され死亡した寄主クモと，クモヒメバチの終齢幼虫の脱殻から DNA を抽出し，それぞれの同定を試みた．幼虫の脱殻と，羽化した成虫から得られた配列は一致し，クモの配列も，既知の配列との比較によって，種あるいは属のレベルで推定できたことを報告している．成虫の羽化に成功した場合には，脱殻からの抽出にはそれほど有利な点はないかもしれないが，ハチの羽化後に繭の中に残された蛹の脱殻からの抽出も可能であるとすれば，寄主・寄生者関係を調べる手がかりの幅はさらに拡大することとなる．

現在，著者によって日本で生息の確認されているクモヒメバチのほぼ全ての種に関して，動物で一般的に用いられるDNAバーコード領域（COI）の配列情報の収集が完了した．たとえ寄主クモが死亡して，飼育が不可能となった場合でも，幼虫からDNAを抽出して配列を決定し，既知の種の配列と比較することにより，種の推定が可能となっている．この手法により，これまで未知であった日本産の *Megaetaira*，*Chablisea*，*Sinarachna* 属や，*Polysphincta asiatica* 等の寄主が明らかとなり，*Brachyzapus nikkoensis* と *B. tenuiabdominalis* では新たな寄主が確認された（松本未発表）．また状態に大きく左右されるものの，すでに液浸標本として保存されているクモのサンプルに付着した幼虫を探し出すことにより寄主情報を引き出せる可能性も出てきた．

クモヒメバチが利用する寄主クモは，幼体であることが多く（Miller et al. 2013, Gonzaga & Sobczek 2007, Matsumoto 2008, Korenko et al. 2011），外部生殖器を利用した同定が可能な場合は稀である．そのため寄主であるクモをDNAバーコーディングによって同定することができれば，より正確な寄主記録を蓄積することが可能であろう．クモのDNAバーコードライブラリの一層の充実も期待される．

・クモヒメバチの系統学

クモヒメバチ属群の際立った特色である，多様な寄主利用，産卵行動，そして寄主操作はどのように進化してきたのだろうか？　それをたどるには，クモヒメバチ属群を構成する各種の系統関係を明らかにする必要がある．

Gauld & Dubois（2006）はクモヒメバチとその近縁属について，96の成虫の形態形質を観察し，系統解析を行った．その結果，それまでのクモヒメバチの単系統性と，繭の中の寄主からクモへの寄主転換が一度だけ起こったというシナリオ（Townes 1969）が支持され，またグループ内に6つのクレード（属群）が認められた．さらに重み付けのなされた解析から，それらクレード間の系統関係も推定された（図29）．これによると，①（*Piogaster*＋*Inbioia*）が最も根元近くから分岐し，残りのすべてと姉妹群関係をもつ．後者にはさらに，②（(*Schizopyga*（*Dreisbachia* を含む）＋*Brachyzapus*)＋*Zabrachypus*)），③（*Chablisea*＋(*Sinarachna*＋*Reclinervellus*)），④ *Oxyrrhexis*，⑤（*Polysphincta,*（*Ticapimpla*＋(*Acrotaphus*＋*Hymenoepimecis*)），⑥（*Megaetaira,*（*Pterinopus*＋*Eruga*），*Acrodactyla,*（(*Longitibia*＋*Zatypota*)＋(*Eriostethus*＋*Flacopimpla*)））といったクレードが認められたが，⑤の *Polysphincta* はそれ以外に対して側系統群となった．またクレード②，③，（④＋⑤＋⑥）間の関係と，クレード④，⑤，⑥，間の関係は不明で多分岐とされた．

形態情報をもとに類縁関係を推定する場合，平行進化や祖先形質の共有などを有効な情報として採用してしまうと，誤った結果が導かれてしまう．もちろん詳細な比較によって相同性を吟味し，これらを避ける努力は為されるが，判断の難しい場合もある．分子情報は上で述べたような，種の同定だけではなく，進化経路の推定においても強力なツー
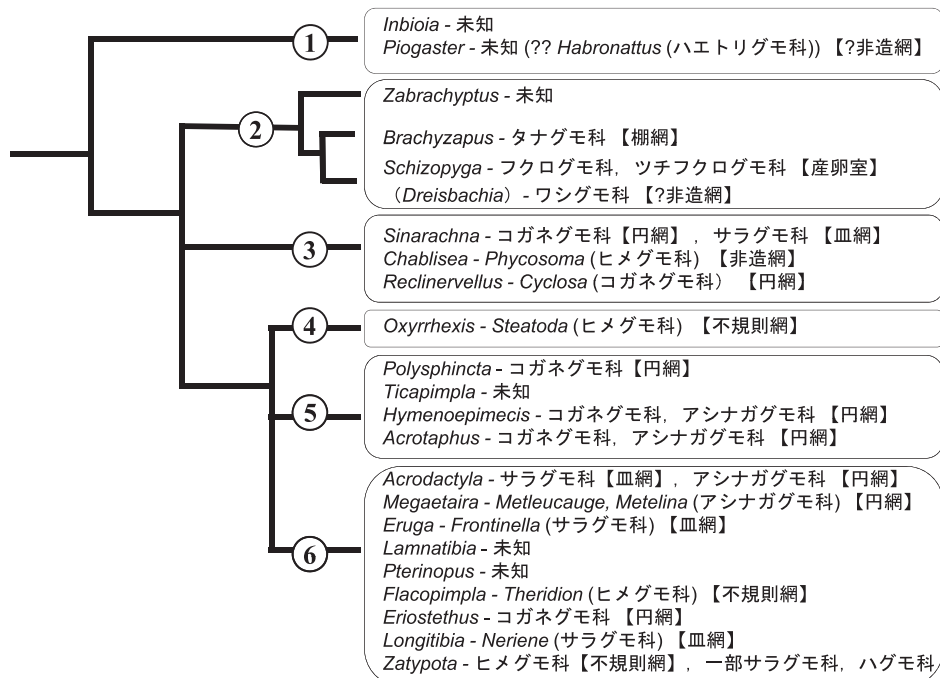
図29.　形態形質に基づいたクモヒメバチ各属の系統関係（Gauld & Dubois 2006 を改変）．

ルとなる．また量的な曖昧さがなく，一つの形質状態のデータを得るための労力も形態データに比べてはるかに小さくてすむ．もっとも，分子データにも多重置換による飽和や極端な進化速度の違いなどによる“他人の空似”が生じてしまう可能性はある．このため両者を用いて解析を行い，その結果を比較することは，信頼性の高い系統仮説を得る上で重要だと考えられる．

筆者はクモヒメバチ属群の，形態に基づいた系統仮説（Gauld & Dubois 2006）を検証するために，ミトコンドリア COI 遺伝子，核 28S リボソーム DNA（28S rDNA），Elongation Factor1α 遺伝子（EF1α）の部分配列を用いて系統解析を行った．得られた系統関係は形態から得られた仮説と異なるものであったが，各クレードは比較的高いブートストラップ値とベイズ事後確率で支持され，寄生習性を考慮に入れても納得できるものであった．すなわち，図 29 におけるクレード ①＋② とそれ以外がまず分岐し，後者はさらに，クレード⑥のうちの *Acrodctyla* と *Megaetaira*（解析には加えられなかったが，おそらく *Eruga* や *Pterinopus*，*Lamnatibia* も含まれると考えられる）からなるクレードとそれ以外に分かれた．産卵室の中のフクログモを寄主として利用する *Zaglyptus* 属や，卵嚢の中に卵を産みこむ *Tromatobia* 属がクモヒメバチの最も近縁な分類群であることを考えると，aerial web を張らず，休憩室や産卵室を作るフクログモ科や，棚網を張るタナグモ科を利用する，生態的に祖先的な状態を保ったクレードと，aerial web を張るクモを利用するクレードにまず分岐し，さらに後者がアシナガグモ類とサラグモ類を利用するものと，コガネグモ科を主に利用し，一部がヒメグモ類に寄主転換したものとに分岐したというシナリオが考えられる（現在，別誌に投稿中であるため詳しい内容紹介は別の機会に譲ることとしたい）．

クモヒメバチの多様な寄主利用戦略はどのように生じてきたのか，また，ハチはどのようにクモを操作しているのかという問いは，生物学的に極めて興味深いものである．これらの考察の土台として必要不可欠なのが，どのクモヒメバチがどのクモを利用し，どのような行動上の変化を引き起こしているのかという基本的な情報である．この課題に関しては，寄生を受けたクモを目にする機会が多いであろうクモ研究者の方々と連携して取り組むことができればかなりの進展があると思う．

Eberhard（2000a）以降，寄主や操作網に関する報告が次々となされたが，その対象は目立つ網を張るクモに寄生する，大型の種に偏ってもいる．寄主利用の進化を考える上で重要と考えられるもの，例えば *Piogaster, Zabrachypus, Pterinopus, Oxyrrhexis* などの諸属の寄生習性の詳細な観察が待ち望まれる．また寄主操作については明瞭な網の変形が見られるケースばかりが注目されてきたが，一見，寄主操作が認められない場合でも，非被寄生個体の行動，通常の網との詳細な比較・検討が必要と考えられる．また，行動操作の結果としての網の変形だけでなく，実際の造網行動の変化の観察も行うことによって，被操作時の行動の由来を探る手がかりが得られるかもしれない．例えば，高須賀らはギンメッキゴミグモの隠れ帯とその形成過程に注目して，このクモが *Reclinervellus nielseni* の操作を受けて張る cocoon web の由来を探っている．

クモの造網行動の変化が，ハチの幼虫が何らかの物質をクモに注入することによって引き起こされる（Eberhard 2000a, 2000b, 2010a, 2010b, 2013, Konenko & Pekar 2011）ことは，おそらく確かであろう．その物質が何であるのか，一つあるいは複数の物質であるのか，そして，それはどのように作用しているのか．ハチによるクモの行動操作の仕組みの解明には，生化学的なアプローチ，あるいはその分子生物学的基盤の探索が必要であろう．

引用文献

Askew, R. R. & Shaw, M. R. 1986. Parasitoid communities: their size, structure and development. Pp. 22–234. In: Waage, J. & Greathead, D.（eds）. Insect parasitoids. Academic Press.

Eberhard, W. G. 2000a. Spider manipulation by a wasp larva. Nature, 406: 255–256.

Eberhard, W. G. 2000b. The natural history and behavior of *Hymenoepimecis argyraphaga*（Hymenoptera: Ichneumonidae）a parasitoid of *Plesiometa argyra*（Araneae: Tetragnathidae）. J. Hymenoptera Res., 9: 220–240.

Eberhard, W. G. 2010a. Recovery of spiders from the effects of parasitic wasps: implications for fine-tuned mechanisms of manipulation. Animal Behav., 79: 375–383.

Eberhard, W. G. 2010b. New Types of Behavioral Manipulation of Host Spiders by a Parasitoid Wasp. Psyche, Article ID 950614, doi:10.1155/2010/950614

Eberhard, W. G. 2013. The Polysphinctine wasps *Acrotaphus tibialis, Eruga* ca. *gutfreundi*, and *Hymenoepimecis tedfordi*（Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae）Induce Their Host Spiders to Build Modified Webs. Ann. Entomol. Soc. Amer., 106: 652–660.

Fincke, O., Higgins, L. & Rojas, E. 1990. Parasitism of *Nephila clavipes*（Araneae, Tetragnathidae）by an ichneumonid（Hymenoptera, Polysphinctini）in Panama. J. Arachnol., 18: 321–329.

Fitton, M. G., Shaw, M. R. & Austin, A. D. 1987. The Hymenoptera associated with spiders in Europe. Zool. J. Linnean Soc., 90: 65–93.

Gauld，I. D. 1988. Evolutionaly patterns of host utilization by ichneumonid parasitoids（Hymenoptera: Ichneumonidae and Braconidae）. Biol. J. Linnean Soc., 35: 351–377.

Gauld, I. D. & Dubois, J. 2006. Phylogeny of the *Polysphincta* group of genera（Hymenoptera: Ichneumonidae; Pimplinae）: a taxonomic revision of spider ectoparasitoids. System. Entomol., 31: 529–564.

Gonzaga, M. O. & Sobczak, J. F. 2007. Parasitoid-induced mortality of *Araneus omnicolor*（Araneae, Araneidae）by *Hymenoepimecis* sp.（Hymenoptera, Ichneumonidae）in southeastern Brazil. Naturwissenschaften, 94: 223–227.

Gonzaga, M. O. & Sobczak, J. F. 2011. Behavioral manipulation of the orb-weaver spider *Argiope argentata*（Araneae: Araneidae）by

Acrotaphus chedelae（Hymenoptera: Ichneumonidae）. Entomol. Sci., 14: 220–223.

Gonzaga, M. O., Sobczak, J. F., Penteado-Dias, A. M. & Eberhard, W. G. 2010. Modification of *Nephila clavipes*（Araneae Nephilidae）webs induced by the parasitoids *Hymenoepimecis bicolor* and *H. robertsae*（Hymenoptera Ichneumonidae）. Ethol. Ecol. Evol., 22: 151–165.

Iwata, K. 1942. Biology of some *Polysphincta*. Mushi, 14: 98–102.

Konishi, K. 2014. Checklist of Japanese Ichneumonidae（Hymenoptera）. http://cse.naro.affrc.go.jp/konishi/mokuroku/index.html （4. Apr. 2014 閲覧）.

Korenko, S. & Pekár, S. 2011. A parasitoid wasp induces overwintering behaviour in its spider host. PLoS ONE, 6, e24628.

Korenko, S., Michalková, V., Zwakhals, K. & Pekár, S. 2011. Host specificity and temporal and seasonal shifts in host preference of a web-spider parasitoid *Zatypota percontatoria*. J. Insect Sci., 11: 1–12.

Korenko, S., Isaia, M., Satrapová, J. & Pekár, S. 2014. Parasitoid genus-specific manipulation of orb-web host spiders（Araneae, Araneidae）. Ecol. Entomol., 39: 30–38.

松本吏樹郎. 2003. クモに寄生するヒメバチの話. Nature Study, 49: 1–6, 12.

Matsumoto, R. 2008. “Veils” against predators: modified web structure of a host spider induced by an Ichneumonid parasitoid, *Brachyzapus nikkoensis*（Uchida）（Hymenoptera）. J. Insect Behav., 22: 39–48.

松本吏樹郎. 2009. クモヒメバチの寄生習性，形態，寄主操作. 昆虫と自然，44: 4–8.

松本吏樹郎. 2011. 寄主を操り身を守る！—ニッコウクモヒメバチによるクサグモの操作—. Nature Study, 57: 2–4.

Matsumoto, R. & Konishi, K. 2007. Life histories of two ichneumonid parasitoids of *Cyclosa octotuberculata*（Araneae）: *Reclinervellus tuberculatus*（Uchida）and its new sympatric congener（Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae）. Entomol. Sci., 10: 267–278.

Matsumoto, R. & Takasuka, K. 2010. A revision of the genus *Zatypota* Förster of Japan, with descriptions of nine new species and notes on their hosts（Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae）. Zootaxa, 2522: 1–43.

Miller, J. A., Belgers, J. D. M., Beentjes, K. K., Zwakhals, K. & van Helsdingen, P. 2013. Spider hosts（Arachnida, Araneae）and wasp parasitoids（Insecta, Hymenoptera, Ichneumonidae, Ephialtini）matched using DNA barcodes. Biodiversity Data Journal, 1, e992. doi: 10.3897/BDJ.1.e992

Nielsen, E. 1923. Contributions to the life history of the pimpline spider parasites（*Polyshincta*, *Zaglyptus*, *Tromatobia*）. Entomol. Meddel., 14: 137–205.

Palacio, E., Saaksjarvi I. E. & Vahtera V. 2007. *Lamnatibia*, a new genus of the Polysphincta group of genera from Colombia（Hymenoptera: Ichneumonidae; Pimplinae）. Zootaxa 1431: 55–63.

清水　晃 2002. ベッコウバチ科の獲物（寄主）選択と形態適応. Pp. 38–55, 282–289. In: 杉浦直人，伊藤文紀，前田泰生（編），ハチとアリの自然史—本能の進化学—. 北海道大学図書刊行会.

Sobczak, J. F., Loffredo, A. P. D. S., Penteado-Dias, A. M. & Gonzaga, M. O. 2009. Two new species of *Hymenoepimecis*（Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae）with notes on their spider hosts and behaviour manipulation. J. Nat. Hist., 43: 43–44.

Sobczak, J. F., Loffredo, A. P. D. S., Camargo, L. F. & Penteado-Dias, A. M. 2012. *Hymenoepimecis neotropica*（Brues & Richardson）（Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae）parasitoid of *Araneus omnicolor*（Keyserling）（Araneae, Araneidae）: first host record and new occurrence to Brazil. Rev. Brasil. Entomol., 56: 390–392.

Takasuka, K. & Matsumoro, R. 2011. Lying on the dorsum: unique host-attacking behaviour of *Zatypota albicoxa*（Hymenoptera, Ichneumonidae）. J. Ethol., 29: 203–207.

Takasuka K., & Matsumoto, R. 2011. Infanticide by a solitary koinobiont ichneumonid ectoparasitoid of spiders. Naturwissenschaften, 98: 529–36.

Takasuka, K., Matsumoto, R., & Ohbayashi, N. 2009. Oviposition behavior of *Zatypota albicoxa*（Hymenoptera, Ichneumonidae）, an ectoparasitoid of *Achaearanea tepidariorum*（Araneae, Theridiidae）. Entomol. Sci., 12: 232–237.

Takasuka, K. & Tanaka, K. 2013. Seasonal Life Cycle of *Zatypota albicoxa*（Hymenoptera: Ichneumonidae）, an Ectoparasitoid of *Parasteatoda tepidariorum*（Araneae: Theridiidae）, in Southwestern Japan. Pacific Sci., 67: 105–111.

Townes, H. 1969. The genera of Ichneumonidae, part 1. Mem. Amer. Entomol. Inst., 11: 1–300.

Townes, H. & Townes, M. 1960. Ichneumon-flies of America north of Mexico: 2. Subfamilies Ephialtinae, Xoridinae, Acaenitinae. United States National Mus. Bull., 216（2）: 1–676.

Ueno, T. 1999. Host-size-dependent sex ratio in a parasitoid wasp. Res. Popul. Ecol., 41: 47–57.

Wahl, D. and Gauld, I. 1998. The cladistics and higher classification of the Pimpliformes（Hymenoptera: Ichneumonidae）. System. Entomol., 23: 265–298.

Weng, J. -L., and G. Barrantes. 2007. Natural history and larval behavior of the parasitoid *Zatyota petronae*（Hymenoptera: Ichneumonidae）. J. Hymenoptera Res., 16: 326–335.

Yu D. S., van Achterberg, K., Horstmann, K. 2011. World Ichneumonoidea 2011. Taxonomy, biology, morphology and distribution. Available from Vancouver, Canada: Taxapad. www.taxapad.com

Received April 9, 2014 / Accepted May 15, 2014

[Review] Natural history of the Polysphincta *group of genera（Ichneumonidae: Hymenoptera）. by Rikio Matsumoto*